云 南 植 物 研 究 2000，22(4)：431～446
Acta Botanica Yunnanica

哀牢山木果石栎群落优势种的生态位宽度与重叠*

张光明，谢寿昌
（中国科学院西双版纳热带植物园，云南 勐腊 666303）

摘要 通过多种方法比较研究了哀牢山木果石栎（*Lithocarpus xylocarpus*）群落8个优势种的生态位宽度和重叠，结果表明，该群落是以木果石栎、腾冲栲（*Castanopsis wattii*）、滇木荷（*Schima noronhae*）和景东石栎（*Lithocarpus chintungensis*）为优势种的共优群落，它们的生态位宽度值分别为0.8732，0.7856，0.6742和0.5798。木果石栎和腾冲栲、滇木荷和舟柄茶（*Hartia sinensis*）等生物生态学特性更为接近的物种之间的生态位重叠值较大。滇木荷与其它树种间具有普遍较大的生态位重叠，它在群落中占有相当重要的地位；景东石栎同别的树种间生态位重叠值较小，形成了局部小生境地段的优势种。文章指出，由几个生态位宽度都较大的种类组成共优群落是植物群落稳定性的重要标志之一，群落中物种之间存在较为广泛的生态位重叠是共优群落的一个普遍特征。

关键词 木果石栎群落；生态位宽度；生态位重叠；竞争；稳定性；哀牢山
中图分类号：Q 948　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253－2700(2000)04－0431－16

Niche Breadths and Overlaps of Dominant Species of *Lithocarpus xylocarpus* Community in Ailao Mountains, Yunnan, China

ZHANG Guang－Ming, XIE Shou－Chang
(*Xishuangbanna Tropical Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, Mengla, Yunnan, 666303, China)

Abstract: Niche breadths and overlaps of 8 dominant species of *Lithocarpus xylocarpus* community in Ailao mountain area were researched in the present paper, and the results indicated that the community is co－dominated by *Lithocarpus xylocarpus*, *Castanopsis wattii*, *Schima noronhae*, and *Lithocarpus chintungensis*. Their niche breadth values were 0.8732, 0.7856, 0.6742, and 0.5798, respectively. Species pairs which had more similar biological and ecological properties in the mean time possess bigger niche overlap value relatively. For example, "*Lithocarpus xylocarpus* + *Castanopsis wattii*" and "*Schima noronhae* + *Hartia sinensis*". Also the importance and position of Schima noronhae in the community should not be overlooked. This proposition was deduced from the fact that it had the higher niche breadth value and showed the higher niche overlap value with most of the other tree species, *L. chintungensis* was in an opposite situation. It usually acted as the dominant species in some special microhabitat. We used a comparative approach and a numerical analysis to study the various calculating methods of niche breadth and overlap. It should also be noted that stability of the plant community should be an important characteristic that is co－dominated by species with relatively high niche breadth means, and niche overlap exist in most species pairs of one community ought to be a common characteristic of co－dominated communities.

---

*收稿日期：1999－07－19，2000－01－05 接受发表

Key words: *Lithocarpus xylocarpus* commmunity; Niche breadth; Niche overlap; Competition; Community stability; Ailao Mountains

存在于哀牢山国家级自然保护区内的木果石栎群落，约有5千多公顷（8万亩，金振洲，1983），是保存完好的原生森林，中国科学院哀牢山森林生态系统定位研究站已对其进行过植被、植物区系、动物、土壤、气象、凋落物及养分循环（中国科学院昆明分院生态研究室，1983；游承侠，1983；吴邦兴，1991；刘文耀等，1995a，b；甘建民等，1995；邓纯章等，1993；张世聪等，1987，1990；徐跃，1988，1992；张克映等，1994，1995；马友鑫等，1992；刘玉洪，1991，1992，1993a，b）等方面的研究，而有关生态位理论的研究则尚未见报道。笔者通过对该群落优势种生态位宽度与重叠之研究，拟为今后对哀牢山中山湿性常绿阔叶林展开植被数量生态学研究积累资料，为进一步阐明哀牢山森林生态系统的结构与功能及为该地区生物多样性保护提供理论依据，同时对生态位研究的实践方法做一些探讨。

1 自然地理和群落生态概况

哀牢山是云南高原中南部、横断山系南部帚状山脉峡谷中山地貌区、源于云岭山系的一条西北－东南走向的山脉，西北与大理苍山相接，东南延伸至越南境内与其长山山脉毗连，为滇越境内名山，构成了滇东高原湖盆地貌和滇西高山峡谷盆地地貌的天然分界线。同时由于其山脉绵长、山体高大宽厚，平均海拔2 400～2 700 m，且无大隘口，因而又成为东西两种气候类型的分界线。高大的山体自上而下又表现出明显的垂直分带差异，依光照、温度、湿度状况，可划分为暖温带、北、中、南（或上、中、下）山地亚热带常绿阔叶林植被气候带（中国科学院昆明分院生态室，1983）。

在哀牢山北段以徐家坝为中心、海拔2 400～2 600 m范围内，分布着木果石栎群落（*Lithocarpus xylocarpus* community）。该群落既具有我国常绿阔叶林的共同特征，又带有云南中山山地高海拔的、偏湿性的地方特点（金振洲，1983），作为常绿阔叶林（植被型）中的1个亚类（植被亚型）出现（云南植被编写组，1987）。分布区年平均气温10.7℃，最冷月（1月）均温4.7℃，低温极值－8.4℃，最热月（7月）均温16.4℃，≥10℃积温2 830℃，全年日照1 268.6 h，年辐射总量4 323 MJ·m^{-2}，无霜期约200 d，偶有降雪，年降雨量1 841 mm，相对湿度86%，显示出终年温凉潮湿的气候特点。土壤属黄棕壤，pH4.1～4.9，土层厚1.5m，腐殖质层平均厚度达4 cm左右（谢寿昌等，1996）。

2 研究对象与研究方法

2.1 研究对象

本文的研究对象是哀牢山木果石栎群落中的8个优势树种：木果石栎（*Lithocarpus xylocarpus*）、腾冲栲（*Castanopsis wattii*）、景东石栎（*Lithocarpus chintungensis*）、滇木荷（*Schima noronhae*）、舟柄茶（*Hartia sinensis*）、绿叶润楠（*Machilus viridis*）、红花木莲（*Manglietia insignis*）、大花八角（*Illicium macranthum*）。其中，上述前4种为乔木上层优势树种，木果石栎、腾冲栲和景东石栎在群落中都是茎干粗壮、树冠庞大、负载附生植物极丰富的树

种。滇木荷和舟柄茶是树冠相对较小、树干挺拔高大的优质用材树种。绿叶润楠和大花八角主要存在于乔木亚层，树干形数较低，它们的幼苗于林下存在较多，但多数难以长成大树。而红花木莲则是国家二级保护树种，为该群落乔木亚层的优势树种。上述 8 个树种在群落中的重要值和胸高断面积和见表 1，表 2。

2.2　研究方法

2.2.1 野外调查　采用样方法获取哀牢山木果石栎群落优势种生态位特征测度的原始数据。样地设在中国科学院西双版纳热带植物园哀牢山森林生态系统定位研究站（N 24°32′，E 101°01′）附近。即在所属的徐家坝地区三棵树、小新场、簸箕坝和山门口等 4 处的木果石栎群落中，于不同海拔、坡向和坡度处，设置了 11 个样地，每个样地平行设置 3 个 20 × 20 m 样方，统计乔木种类的数量指标。然后，采用梅花形法在每个样方内设 5 个 3 × 3 m 样方统计灌木指标，设 5 个 1 × 1 m 样方统计草本植物和树木幼苗指标。其中，乔木树种统计指标项目有：层盖度，株数、树高、枝下高、胸径、基径、冠幅。各样地各树种（高度 1.5 m 以上）的频度统计，采用新西兰点刺法（林鹏，1986）。

表 1　8 个乔木树种在 11 个样地中的重要值

Table 1　The importance values of the 8 arboreal tree species in 11 sample plots

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	∑
木果石栎	27.799	38.657	23.038	23.551	36.279	1.600	2.275	40.468	10.915	32.249	35.368	298.199
腾冲栲	26.316	21.745	23.861	22.726	15.580	4.325	10.361	16.818	29.349	28.595	4.496	204.172
景东石栎	8.441	13.679	25.197	10.145	9.278	70.869	19.026	0.922	0.370	10.586	17.448	179.962
滇木荷	10.298	7.690	15.069	12.953	11.764	7.084	14.300	11.730	13.741	5.997	22.730	133.356
舟柄茶	14.356	3.009	1.144	4.094	7.045	6.269	8.120	10.277	16.432	7.549	8.831	87.126
绿叶润楠	6.904	6.806	4.162	10.192	9.813	4.544	9.264	8.021	13.432	9.313	4.537	86.988
红花木莲	4.705	6.399	3.372	13.705	4.828	1.920	5.555	8.057	9.010	5.711	4.443	67.705
大花八角	1.181	2.016	4.157	8.505	5.366	4.307	5.100	3.708	6.751	0.000	2.146	43.237

表 2　木果石栎群落 8 个主要树种在不同样地中的胸面积和（cm^2）

Table 2　The sum of the cross – sectional areas calculated using the diameter at breast height（DBH）of the 8 species in 11 sample plots of a *Lithocarpus xylocarpus* community.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	∑
木果石栎	27248	32018	10950	19162	37246	0	22809	27245	5986	23958	27753	200855
腾冲栲	34799	14033	15820	27071	13087	248	5814	12845	31607	22596	509	174501
景东石栎	3476	8911	16255	682	6291	79282	12846	4	0	5044	12831	145622
滇木荷	5930	3138	10683	9413	6061	1163	8852	5052	8248	1283	16134	69132
舟柄茶	11118	53	25	1321	2905	909	2110	4127	12755	847	4651	40822
绿叶润楠	2767	3753	653	5632	6514	194	4138	3632	9691	5993	1483	44453
红花木莲	1950	3918	1364	8879	1647	0	2066	2214	2708	1665	524	26935
大花八角	11	63	1209	1570	1041	465	609	174	2235	0	55	7432

2.2.2 理论计算方法

2.2.2.1 生态位宽度　国内外学者提出了不少生态位宽度计算公式（Levins，1968；Colwell 等，1971；Pielou，1972；Schoener，1974；Hurlbert，1978；Petraitis，1979，1981；Feinsinger 等，1981；Thorman，1982；余世孝等，1994），也曾有人（Colwell 等，1971；余

世孝等，1994）对其进行过部分评述。本文在计算时，分别选择两个运用较多的公式（Levins，1968）并采用3种指标（重要值百分数、重要值、胸面积和）进行计算，从中比较出最能反映木果石栎群落实际、能与其它的数量生态指标如重要值、生物量等更好地相互印证的计算方法，并以其计算结果作为生态位特征测度的初步结论。

Shannon－Wiener 指数：$B = -\sum_{i=1}^{r} P_i \ln P_i$　　（1）

Simpson 指数的倒数的标准化形式：$B = 1/R\sum_{i=1}^{r} pi^2$　　（2）

2.2.2.2 生态位重叠　生态位重叠也已有不少计算公式（Morisita，1959；Horn，1966；Schoener，1968；Colwell 等，1971；MacArthur，1972；Pielou，1972；Pianka，1973；Hurlbert，1978；Petraitis，1979；王刚等，1984；彭少麟等，1990），同样也曾有人（Hurlbert，1978；Ricklefs 等，1980；Abram，1980；Lawlor，1980）对其进行过部分评述。本文测度生态位重叠，仍以重要值与胸面积和为资源矩阵（表1，2）。在计算过程中，应用相似百分数公式Horn（1966）修改过的Morisita公式、Pianka（1973）公式、王刚（1984）公式（分别以重要值与胸面积和为指标参数）共求得五组生态位重叠值（表3），通过比较以王刚公式、采用胸面积和为指标求得的结果群作为落优势种生态位重叠值。

$$O_{12} = \frac{\sum_{i=1}^{r} \min\ [f_1\ (x_i)\ l_i,\ f_2\ (x_i)\ l_i]}{[\sum_{i=1}^{r} f_1\ (x_i)\ l_i,\ \sum_{i=1}^{r} f_2\ (x_i)\ l_i]} \qquad (3)$$

其中，O_{12}为物种1和物种2之间的生态位重叠；f_1（x_i）和f_2（x_i）分别表示种1和种2在第i个资源状态上的状态值（个体数、重要值、胸高断面积和、生物量等）；r为资源状态数；l_i为生态因子间隔。

计算植物群落中生态因子间隔时，以群落梯度代替生态因子梯度，以生态距离间隔代替生态因子间隔是可适用的（王刚，1984）。根据群落间的生态距离与群落间相似性是两个互补的测度这一事实，王刚（1984）建议利用相似百分数公式$S.P. = \sum_{i=1}^{r} \min(a_i,\ b_i)$（这里$a_i$、$b_i$分别为第$i$个种在样方a和b中所占的百分比）计算群落相似性，并利用Whittaker的“半变”（half－change）法计算群落梯度上样方间生态距离。原理是：排列于某一群落梯度上的样方对于梯度上始端样方的相似性是依次递减的，其半变速率可以作为群落中β多样性的测度，同时也可作为生态距离的测度。具体计算步骤为：（1）在梯度始端重复取样方，应用相似百分数公式计算其间重复相似性（replicate similarity），记为a；（2）计算梯度上某一样方i与始端样方的相似性，记为Z；（3）代入公式$Z = a \times 2^{-\beta}$，求解得出这一样方与始端样方的生态距离βi；（4）若梯度上有两个样方1和2，则可解出它们各自的生态距离β1和β2；（5）应用$l_{12} = \beta_2 - \beta_1$便可求得样方1和样方2之间生态距离间隔。

3　结果及分析

3.1　生态位宽度

计算生态位宽度采用重要值和胸高面积和构成资源矩阵（表1，2）。

依以上两资源矩阵，应用公式（1）、（2）（Levins，1968）、分别以重要值百分数、重要值、胸面积和为参数，计算木果石栎群落 8 个树种的生态位宽度（表 3）。

表 3　8 种树种 6 种不同算法求得生态位宽度结果比较

Table 3　Comparisons of the niche breadth values of the 8 species using 5 different calculating methods

种　　名	Shannon - Wiener 指数			Simpson 指数（倒数标准化）		
	用重要值百分数	用重要值	用胸面积和百分数	用重要值百分数	用重要值	用胸面积和百分数
木果石栎	0.9498	0.8732	0.9635	0.8493	0.0239	0.5836
腾冲栲	0.9440	0.7856	0.8525	0.8235	0.0494	0.6482
景东石栎	0.7888	0.5793	0.6171	0.4331	0.0334	0.2740
滇木荷	0.9733	0.6742	0.9329	0.8824	0.1240	0.6003
舟柄茶	0.9335	0.5116	0.7309	0.7679	0.2529	0.4441
绿叶润楠	0.9748	0.5324	0.8607	0.8934	0.2952	0.6944
红花木莲	0.9527	0.4475	0.8161	0.8036	0.4383	0.5401
大花八角	0.9078	0.3222	0.7254	0.7314	0.9781	0.4724

比较发现，不同的计算方法所得结果明显不同，其中第 1 ~ 3 种算法是应用 Shannon - Wiener 指数，都能够反映各树种在 11 个样地中的分布均匀性；而第 4 ~ 6 种算法应用 Simpson 指数则是从概率论角度显示各树种的存在状况。

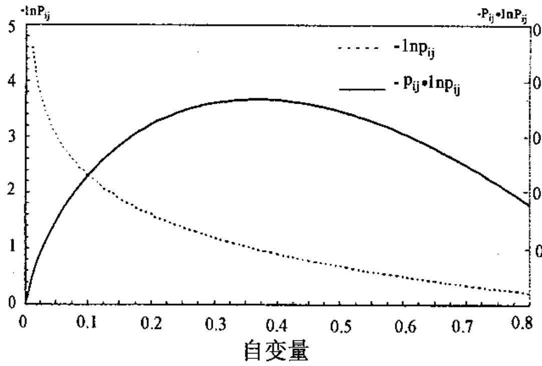

图 1　数值分析 - Shannon - Wiener 指数与自变量关系

Fig.1　Numerical analysis ? the relationship between Shannon - Wiener Index and the independent variable

第 1 种方法计算结果，绿叶润楠、滇木荷和红花木莲等在各样地分布比较均匀的树种的生态位宽度值较大，而重要值较大的木果石栎（27.109%）、腾冲栲（18.561%）和景东石栎（16.360%）则较小，特别是后者其生态位宽度值排至最小，这是由于景东石栎主要分布于山谷溪流旁较低地段阴湿环境之缘故。因此认为这一结果不能很好地反映各树种生态位宽度关系。第 3 种方法采用胸面积和为指标进行计算，其结果由于各树种之间胸径相差较大，把个体数目、频度、树高等特征对比关系掩盖得极不清晰，因而也不甚理想。第 4 ~ 6 三种方法，应用 Simpson 指数倒数的标准化形式计算，其概率统计原则使其结果过重地突出了各树种个体数目在生态位宽度计测中的权重。在木果石栎群落中幼苗数量相对较大的绿叶润楠、大花八角只是在群落演替初期作用较大，而到群落逐渐稳定之后，无论从生物量还是从形成和群落生境方面看都不足以表现出更大的生态位宽度。这样，也便不适宜以其作为哀牢山木果石栎群落各树种生态位的测度。

第 2 种办法，基于 Shannon - Wiener 指数、直接采用重要值为指标，其结果反映出的各树种生态位宽度大小顺序基本上与其重要值大小顺序接近，但又不完全相同。然后做了“数值分析”——与 Shannon - Wiener 指数直接相关的数值变化规律分析（图 1）。结果发现，直接以重要值为自变量代入 Shannon - Wiener 指数计算各树种生态位宽度的方法 2，既

显示出树种分布的均匀性，又突出了各树种在群落中的重要性，所以，该方法求得的结果能更好地表达哀牢山木果石栎群落优势种生态位宽度对比关系的客观情况。计测结果如图2所示：

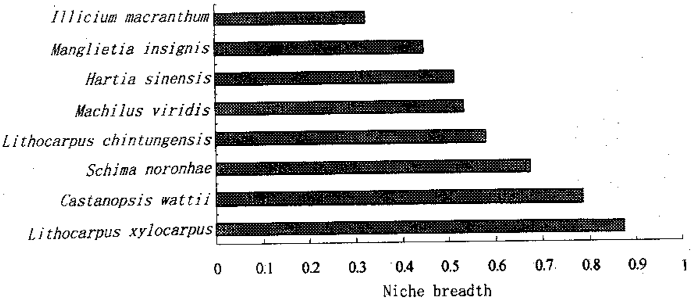

图2　木果石栎群落8个主要树种的生态位宽度比较

Fig.2　Comparison of niche breadth values of 8 species in a *Lithocarpus xylocarpus* community

木果石栎、腾冲栲、滇木荷名列生态位宽度大小前三位，它们的重要值也居于前列，木果石栎27.109%、腾冲栲18.561%、滇木荷12.123%，分别居第一、二、四位；而重要值位居第三的景东石栎（16.360%）其生态位宽度则位列第四。这表明，物种生态位宽度与其优势地位相关，但同时又受物种分布的均匀程度显著影响。在木果石栎群落中，木果石栎属偏阳树种，但同时木果石栎幼苗和幼树阶段又有较好的耐荫性，处于浓密的林冠下也能够顽强存活，并最终在树龄70～80年后在树高和胸径两方面都赶上和超过其它树种。腾冲栲幼苗幼树期比木果石栎还耐荫，在林下始终能保持较高的生长率。木果石栎和腾冲栲有着林内所有树种中最长的寿命（谢寿昌等，1983)。滇木荷对生境适应范围较广，在各样地分布较均匀，它是早期速生树种，到后期也多能形成树干挺拔粗壮的大树。景东石栎是喜湿树种，分布极不均匀，但因其多为高大粗壮（平均胸径44.65 cm，居所有树种之首)、根系发达、树冠庞大的植株，故其生态位宽度紧随滇木荷居第四位。上述4种乔木一般基径很大，壳斗科3树种还常可见小板根现象，这表明它们的根系水平方向发展良好，摄取存在于上层土壤中的由枯枝落叶返还土壤的养分能力极强。由此可见，在森林群落中生态位宽度较大的树种是那些在树高、冠幅、胸径、基径、寿命和分布均匀性等方面综合水平较高者。

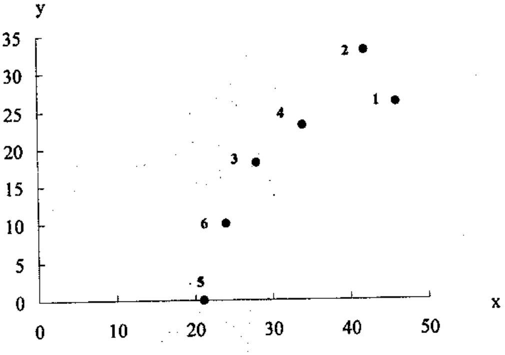

图3　以生态位宽度为基础的二维极点排序

Fig.3　2 – dimention polar ordination based on niche breadth

相对而言，绿叶润楠虽然分布最为均匀，但由于其为早期茎粗速生、树高增长缓慢、后期树高增长加速而茎粗增长变缓的树种，到最后绿叶润楠虽然多长成上层乔木，但胸茎并不算大（平均23.91 cm)，且干形尖削度大、形数偏低、树冠较小（平均11.75 m’　而木

果石栎 60.68 m^2，滇木荷 25.59 m^2），因而其生态位宽度便较小。舟柄茶树干颀长、冠幅较小，红花木莲多数居于乔木亚层，故二者的生态位宽度值均较低。大花八角属喜阳植物，在群落形成初期和林窗内能较好发育，但其生长速度较慢，当其它树种将其压于林下时，则一般长不成大树（平均高 10.58m，平均胸径 13.62 cm，平均冠幅 9.76 m^2），在相当长时间内，大花八角利用的太阳光主要为散射光，其光合产量小，在森林中只起到补充调节、填充林下空间的作用，故其生态位宽度在本研究 8 种树木中位居最后。

然后，根据以上结果对木果石栎等 8 个树种进行了二维极点排序（图 3）（$r = 0.9739$），效果良好。

3.2　生态位重叠

五种算法求得的群落优势种生态位重叠值见表 4。

表 4　五种算法求得的 28 个种对的生态位重叠值比较

Table 4　Comparisons of the niche overlap values of the 28 species pairs using 5 calculating methods

种　对		相似百分比	Horn 公式	Pianka 公式	王刚公式（用重要值）	王刚公式（用胸面积和）
木果石栎	腾冲栲	0.73753	0.84671	0.84683	0.63218	0.58026
	景东石栎	0.53791	0.40322	0.42628	0.10564	0.04551
	滇木荷	0.76768	0.88603	0.88620	0.43342	0.26461
	舟柄茶	0.70987	0.78011	0.78111	0.33402	0.16072
	绿叶润楠	0.78385	0.86705	0.86730	0.29615	0.14708
	红花木莲	0.75708	0.84571	0.84606	0.22970	0.06220
	大花八角	0.62402	0.70557	0.70756	0.15081	0.01327
腾冲栲	景东石栎	0.47433	0.38589	0.40599	0.12201	0.03413
	滇木荷	0.74506	0.80146	0.80195	0.61044	0.25628
	舟柄茶	0.70655	0.83303	0.83354	0.57879	0.22859
	绿叶润楠	0.82019	0.92614	0.92688	0.55593	0.22638
	红花木莲	0.79017	0.89263	0.89271	0.31613	0.09064
	大花八角	0.67775	0.76521	0.76658	0.36651	0.04259
景东石栎	滇木荷	0.59921	0.52862	0.56246	0.16276	0.05179
	舟柄茶	0.49737	0.43588	0.45388	0.13115	0.02711
	绿叶润楠	0.52158	0.44194	0.47123	0.10890	0.02522
	红花木莲	0.47598	0.35779	0.37502	0.05843	0.00851
	大花八角	0.50691	0.5753	0.53541	0.07169	0.00768
滇木荷	舟柄茶	0.73640	0.83718	0.83919	0.75290	0.53435
	绿叶润楠	0.81496	0.87206	0.87206	0.62448	0.35206
	红花木莲	0.75740	0.84997	0.85087	0.34767	0.17311
	大花八角	0.75430	0.84246	0.84615	0.40331	0.12677
舟柄茶	绿叶润楠	0.78575	0.90211	0.90470	0.71927	0.39412
	红花木莲	0.74688	0.80710	0.80731	0.35676	0.21055
	大花八角	0.65951	0.72977	0.72968	0.48974	0.17682
绿叶润楠	红花木莲	0.85627	0.94225	0.94361	0.55279	0.36687
	大花八角	0.80032	0.88334	0.88778	0.64284	0.15058
红花木莲	大花八角	0.77064	0.89731	0.89830	0.57075	0.21328

比较发现，前 3 种算法所得结果中，绿叶润楠、红花木莲、腾冲栲 3 种乔木与其它树种之间的生态位重叠值较大，而木果石栎、滇木荷与其它树种之间生态位生叠值却较小。

这似乎与生态位宽度测定结果（木果石栎、腾冲栲、滇木荷 3 个树种的生态位宽度较大；绿叶润楠、红花木莲的生态位宽度较小）很难达成易于解释的联系。因为尽管有其它多种因素作用，但是，“主要优势种之间具有较高程度的重叠”，“在一定样地面积内，如果两个种都具较宽的生态位，那么它们之间的重叠是要高于一个较窄生态位的种与另一个或宽或窄生态位的种之间的重叠的”（余世孝，1985）的论述应该是基本成立的。最终比较认为，应用王刚公式、采用胸面积和为指标的第五种算法结果能较好地反映哀牢山木果石栎群落主要树种之间的生态位重叠。

在第 5 种算法中，求得各资源状态（样地）与始端样地之生态距离及间隔如表 5。

表 5　各样地与始端样地的生态距离及间隔

Table 5　The ecological distance and intervals between each sample plot and the starting sampling plot

样地号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
样地相似性（Z）	0.9555	0.8771	0.8195	0.8138	0.7890	0.7781	0.7760	0.7550	0.7505	0.7003	0.3537
生态距离（β_i）	0.0000	0.1234	0.2214	0.2316	0.2761	0.2963	0.3001	0.3398	0.3485	0.4483	1.4339
生态距离间隔（l）	—	0.1234	0.0980	0.0102	0.0445	0.0201	0.0038	0.0397	0.0087	0.0999	0.9856

按第 5 种算法，8 个树种之间共 28 个种对的生态位重叠值见表 6：

表 6　8 个树种在木果石栎群落中的生态位重叠

Table 6 Niche overlap between each pair of the 8 species in a *Lithocarpus xylocarpus* community

1	2	3	4	5	6	7	
2	0.58026						
3	0.04551	0.03413					
4	0.26461	0.25628	0.05179				
5	0.16072	0.22859	0.02711	0.53435			
6	0.14708	0.22638	0.02522	0.35206	0.39412		
7	0.06220	0.09064	0.00851	0.17311	0.21055	0.36687	
8	0.01327	0.04259	0.00768	0.12677	0.17682	0.15058	0.21328

注：1. **木果石栎**，2. **腾冲栲**，3. **景东石栎**，4. **滇木荷**，5. **舟柄茶**，6. **绿叶润楠**，7. **红花木莲**，8. **大花八角**.

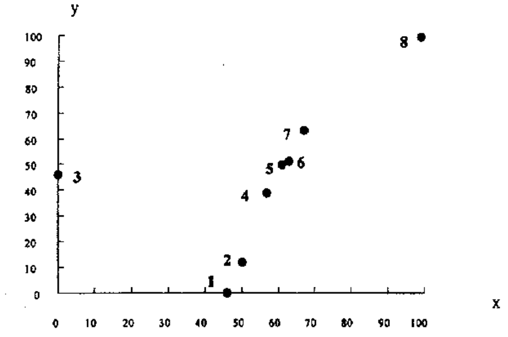

图 4　基于生态位重叠的 8 个树种二维极点排序图

Fig.4　2 – dimention polar ordination digram of 8 species based on their niche overlap values

1. **木果石栎**，2. **腾冲栲**，3. **景东石栎**，4. **滇木荷**，5. **舟柄茶**，6. **绿叶润楠**，7. **红花木莲**，8. **大花八角**.

根据以上生态位重叠值运用二维极点排序法可将木果石栎群落中 8 个树种的生态位关系表示如下（图 4，r = 0.9185）：

由图 4 可见，以生态位重叠值为基础将 8 树种进行极点排序的结果与野外群落考察和其它分析的结果（钱洪强，1983；王宝荣，1983）相当接近。由此可以说，运用极点排序法反映物种生态位关系的方法不但是可行的（李睿，1992），而且也往往可能获得理想的效果。以生态位重叠为基础的极点排序结果已非常清楚地把景东石栎与其它树种发生了较大的生态位分离的事实反映出来了。景东石栎同别的树种间生态位重叠值较小，形成了局部小生境地段的优势种。

4 讨论

4.1 物种生物生态学特性与生态位重叠

从表 6 可知，在 28 个种对中，生态位重叠值大小排在前 10 位的种对是：木果石栎 + 腾冲栲、滇木荷 + 舟柄茶、舟柄茶 + 绿叶润楠、绿叶润楠 + 红花木莲、滇木荷 + 绿叶润楠、木果石栎 + 滇木荷、腾冲栲 + 滇木荷、腾冲栲 + 舟柄茶、腾冲栲 + 绿叶润楠、红花木莲 + 大花八角。

将这 10 个种对的生态位重叠值与各个种的生态位宽度比较（表 7）发现，生态位重叠大小是与种对内种的生态位宽度值基本呈正相关但又并不尽然。此外，生态位重叠大小相关的因素可从分析这 10 个种对内各个种的生物生态学特性中找到一些规律。

表 7 生态位重叠值列前 10 位的种对及各种对中种的生态位宽度

Table 7 The niche overlap values of the upper 10 species pairs and the niche breadths of each species in a given species pair

重叠次序	生态位重叠值	种 1 及其生态位宽度		种 2 及其生态位宽度	
1	0.58026	木果石栎	0.8732	腾冲栲	0.7856
2	0.53435	滇木荷	0.6742	舟柄茶	0.5116
3	0.39412	舟柄茶	0.5116	绿叶润楠	0.5324
4	0.36687	绿叶润楠	0.5324	红花木莲	0.4475
5	0.35206	滇木荷	0.6742	绿叶润楠	0.5324
6	0.26461	木果石栎	0.8732	滇木荷	0.6742
7	0.25628	腾冲栲	0.7856	滇木荷	0.6742
8	0.22859	腾冲栲	0.7856	舟柄茶	0.5116
9	0.22638	腾冲栲	0.7856	绿叶润楠	0.5324
10	0.21328	红花木莲	0.4475	大花八角	0.3222

重叠值位居第一的种对“木果石栎 + 腾冲栲”之中的木果石栎是喜阳耐荫蔽、茎干粗壮高大的巨冠大树，幼苗 – 幼树阶段有一定耐荫能力，其平均高度 21.08 m，排于首位，平均冠幅 60.68 m^2，远远大于其它树种（平均冠幅居第二位景东石栎 53.82 m^2，第三的滇木荷为 25.59 m^2），多有小板根现象。木果石栎大树树干和树冠上附生有大量蕨类植物和苔藓植物。具有明显的萌干特征并主要地以萌生方式进行种更新（王宝荣，1983）；种子在光照弱、湿度大、偏酸性的土壤环境中萌发率极低。木果石栎寿命长，在树龄 150 年左右其生物量积累达到峰值。木果石栎的这些特性与腾冲栲有许多相象处。腾冲栲是林中寿命最长（360 年达到最大生物量积累）的树种，其胸径超过 57.5 cm 以上的大树在群落同级树木中所占比例最高（达 39.66%），冠幅较大（平均 21.94 m^2），有轻度板根现象，树干树冠上附生植物最丰茂，主要以萌干方式进行种群更新。在野外作业时，远观林中大树不是木果石栎即多为腾冲栲。

重叠值列第二的种对是“滇木荷 + 舟柄茶”，它们明显的共同特征之一便是茎干通直高大、以种子更新为主、树木质地均匀、纹理细密、早期速生、冠幅中等。位列第三、第四、第五的 3 个种对：“舟柄茶 + 绿叶润楠”、“绿叶润楠 + 红花木莲”、“滇木荷 + 绿叶润楠”，都是茎干较光滑而修长挺拔、以种子繁殖为主要更新方式、冠幅较小、附生植物不丰富的树种。居第 10 位的“红花木莲 + 大花八角”种对，叶型较大，这两个树种相对都较耐荫、性喜湿润肥沃的土壤，对光照的适应幅度较广。

生态位重叠值排在后 10 位的 10 个种对，通过对它们的生态位宽度值及生物学特性比

较（表8）发现，一般情况下这10个种对中树种之间生物生态学特性有较明显的差别，特别是在树形、繁殖方式、生境特点、对光的适应性方面差异较大。同时，它们的生态位宽度值也存在较大差值。

由此可以发现，群落内生态位重叠较大的物种之间往往具有更加一致的生物生态学特性。它们在外部形态特征、生境适应、繁殖方式、以及区系起源等方面通常更加接近。

另外一个值得注意的事实是，群落中分布比较均匀（均匀性仅低于绿叶润楠）、植株高度、胸径、冠幅都较大的滇木荷，它不但具有较大的生态位宽度（只小于木果石栎和腾冲栲），而且还与较多主要树种间存在着较大量值的生态位重叠（生态位重叠值列前10位的10个种对中有4个种对包括滇木荷在内），这表明，滇木荷无论从其自身特性来看，抑或由其与其它树种联系之密切程度观，都表现出了极为重要的生态学地位和作用。所以，在今后对木果石栎群落进行研究和命名时，当给滇木荷以足够应有的地位。

表8　生态位重叠值列后10位的种对内种间特征比较

Table 8 The comparisons of the characteristics of the 10 species pairs with the lowest niche overlap values

生态位重叠次序	生态位重叠值	种1			种2		
		种名	生态位宽度	与种2明显区别特征	种名	生态位宽度	与种1明显区别特征
28	0.0077	景东石栎	0.5798	萌干现象很明显，很耐荫湿	大花八角	0.3222	以种子繁殖为主，种子萌发率高，保苗率低
27	0.0085	景东石栎	0.5798	萌干现象很明显，很耐荫湿	红花木莲	0.4475	以种子繁殖为主，耐荫湿
26	0.0133	木果石栎	0.8732	冠幅大，茎干粗壮，萌干，具小板根，幼苗耐荫	大花八角	0.3222	树干较软，以种子繁殖为主，少见附生植物
25	0.0252	景东石栎	0.5798	茎干粗壮，萌干现象突出	绿叶润楠	0.5324	茎干秀长，种子萌发率很高
24	0.0271	景东石栎	0.5798	茎干粗壮，萌干现象突出，很耐湿	舟柄茶	0.5116	早期速生，喜阳，茎干挺拔，种子繁殖
23	0.0341	景东石栎	0.5798	分布于沟谷、溪流旁	腾冲栲	0.7856	多分布于中湿生境
22	0.0426	腾冲栲	0.7856	寿命很长，萌干，木质很硬，耐腐蚀，附生植物很丰富	大花八角	0.3222	树干较软，以种子繁殖为主，少见附生植物
21	0.0455	木果石栎	0.8732	生境偏干	景东石栎	0.5798	分布于沟谷、溪流旁
20	0.0518	景东石栎	0.5798	茎干粗壮，萌干现象很明显	滇木荷	0.6742	茎干挺拔，种子繁殖
19	0.0622	木果石栎	0.8732	喜阳，有萌干现象	红花木莲	0.4475	耐荫，枝条顶芽休眠，种子繁殖

4.2　生态位重叠和竞争

本文所研究的8个树种，多系哀牢山木果石栎群落乔木上层的优势种和主要伴生种，除大花八角（存在度Ⅲ级）和舟柄茶（存在度Ⅳ级）外，其余6种树木的存在度都是Ⅴ级（游承侠，1983），它们无论在水平分布和在垂直结构配置上，还是在生境特征和在群落的功能过程中，都有很多共同特征，因此，种间竞争是较为明显的。

首先是对光资源的竞争。木果石栎是喜阳树种，其平均树高和平均冠幅皆居首位，它与群落中的腾冲栲和滇木荷有着较大的生态位重叠，竞争结果是 3 个树种的Ⅴ级大树（胸径大于 57.5 cm）在 11 个样地中的分布存在一种消长镶嵌性（表 8）。

木果石栎和景东石栎，由于发生了一定的生态位移动（niche shift）达到较大的生态位分离（niche separation）从而避免了在许多生态位维上的竞争（景东石栎与其它树种间也有类似的分离）。舟柄茶早期速生，木果石栎和绿叶润楠同为树高初期生长较慢、30 年之后加快生长并逐渐超过其它树种（谢寿昌，1983），故木果石栎与舟柄茶和绿叶润楠之间对光的竞争始终较为激烈，常见有在茎干粗壮、冠幅巨大、分枝较多、附生植物丰富的木果石栎植株之间舟柄茶笔挺而立的情景，又常见压抑于木果石栎庞大树冠之下而上部茎干弯曲支撑着一球状小树冠、高度与木果石栎相当甚至还要高出的绿叶润楠。森林林冠整齐，乔木上层的树冠在竞争过程中为充分利用光资源形成的镶嵌性特征时常明显可见。

表 9　3 种树种胸径级Ⅴ级大树（大于 57.5 cm）在各样地中的分布情况

Table 9　The distributional status of the class - five individuals (those which diameter in breast high were bigger than 57.5 cm) for the three main tree species in different sample plots

样地号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
木果石栎	11	12	9	17	7	2	15	19	4	17	0
腾冲栲	9	8	17	9	4	10	17	6	6	0	0
滇木荷	4	2	8	5	9	6	1	6	6	16	1

其次是对土壤养分的竞争。木果石栎群落的生境终年温凉潮湿，水资源非常丰富，各种植物对水的竞争不太突出。相对而言，对营养元素的竞争则更为激烈。木果石栎、腾冲栲等根系常见有小板根现象，它们的根系水平方向发达，属浅根系类型，主根一般不超过 150 cm，多分布在 80 cm 以内，尤以 50 cm 以内的深度最为集中，它们以其庞大的根系占有着土壤上层更为丰富的营养成份。而滇木荷、舟柄茶、绿叶润楠、红花木莲等的根系属斜生根系类型，主根也不深，大量支根伸向较深层次的土壤里瓜分着由地表层枯枝落叶不断分解、淋溶下来的相对贫瘠的营养成分。土壤调查证明这种分布状况（邓纯章等，1983）。

竞争在树木的不同生长阶段上其程度也不相同。据谢寿昌等（1983）提出的根据胸径确定各主要树种年龄的关系式推断，哀牢山木果石栎群落中木果石栎、腾冲栲和景东石栎等 3 树种的平均树龄超过了 90 年，最大树龄超过 300 年。而滇木荷、舟柄茶、绿叶润楠和红花木莲等 4 个树种的平均树龄在 50 至 70 年之间，最大树达 150 年左右。树木在早期生长阶段互相之间的竞争比后期更激烈些，因为树木在长到一定年龄后，它们已达到了各自的最佳生态位，在一些维度上联系增强，而在另外一些维度上达到一定程度的分离，竞争减弱，表现在生态位特征上，滇木荷、舟柄茶、绿叶润楠、红花木莲等 4 树种无论它们彼此之间还是它们与其它树种之间，生态位重叠值普遍较大。

基于把生态位重叠值充当竞争系数的设定，我们极易发现在所研究的 8 个树种之间，$\alpha_{ij} \cdot \alpha_{ji} < 1$（或 $O_{ij}^2 < 1$）是成立的，这便表明群落内种内竞争比种间竞争更为强烈，而且有可能存在一个两种或多种共存的稳定平衡点（May，1980）。哀牢山上的木果石栎林目前总体上属于近熟林和成熟林（谢寿昌，1983），林内各树种的水平分布格局在一定时期内相

对稳定，各树种的种群调节主要是通过密度制约的自疏方式进行（赵学农，1991）。象木果石栎、腾冲栲、景东石栎萌干形成的萌条之间，滇木荷、舟柄茶、绿叶润楠、红花木莲和大花八角种子更新过程中的种子、幼苗、幼树、小树之间，都有密度制约效应发生，彼此之间存在着相当强烈的种内竞争。

哀牢山木果石栎群落中的8个树种之间存在着较为广泛的生态位重叠，这应该是共优群落的一个普遍特征。但各树种之间的重叠值总体而言又相对较低（多小于40%），这表明成熟（或近熟，或过熟）林中的各树种之间经过长期的竞争、互惠等种间相互作用已达到了较好的协调，种间生态位发生一定程度的分离使各树种能够很好地稳定共存于同一群落之中。

4.3 木果石栎群落结构及其稳定性分析

从8个树种的生态位宽度值来看，有6个树种的B值大于0.5，这说明这6个树种（木果石栎、腾冲栲、滇木荷、景东石栎、绿叶润楠和舟柄茶）在群落中都有重要意义，但由于绿叶润楠和舟柄茶的重要值比前四个树种小得多，故此二者难以成为群落的主要优势种，然而这无妨于木果石栎群落确实属特征明显的共优群落的事实。

木果石栎群落可分四层（钱洪强，1983），即乔木上层、乔木亚层、灌木层和草本层，层次结构各处比较均匀一致。其中乔木上层以木果石栎为标志种，腾冲栲、滇木荷及景东石栎与之同层混生共存，它们在群落中的小地域分布既从一定程度上反映了局部水湿状况（赵学农，1991），同时也体现了先占为优原则。这4个树种作为均可长成25～30 m大树的上层树种在树形、木质、花期（谢寿昌等，1997）、化学组分、生物量（邱学忠等，1984；谢寿昌等，1996）和寿命等方面又互补交叉，使群落减少了因一种树木出现大量死亡而发生巨变的概率。乔木上层的稳定给下木和草本植物提供了持续适宜的生长环境，繁茂的乔木亚层和郁郁葱葱的灌木层箭竹层片又为上层乔木树种幼苗的茁壮成长形成了良好条件。可以推论，由几个生态位宽度都较大的种类组成共优群落是植物群落稳定性的一个重要特征。

木果石栎等8个树种，构成了群落乔木上层的优势种和主要伴生种，同时，在乔木亚层中它们的幼树和樟科、山茶科、山矾科、冬青科的一些种类一起构成主要组分，在群落结构组成、持续稳定生存方面发挥重要功能。在哀牢山，乔木大树密度较大的地段，灌木层箭竹的密度一般偏低，而草本层的密度则又相对较高；在乔木大树盖度稍低的地段，箭竹则呈现出一片浓密葱郁的景象，此处的林下草本则通常较少。当大树较密地段一旦出现林窗，较多的阳光便可直射灌木层，使各个层次密度发生一定程度的变化；而乔木上层盖度较小处，由于孕育有较大数量的各种萌生或实生的乔木幼苗和幼树，在此后一段时间又可发展成另一种群落层次格局。因此，木果石栎群落主要乔木组成树种特定的生物生态学性状、特有的树木生长规律和生态位特征，决定了其在结构层次明显、稳定发展同时又具有一定幅度的振荡，在其动态变化中蕴含着总体的稳定因素。

8个乔木树种之间有着广泛密切的生态位重叠，重叠表明各主要树种之间有较强的功能交叉性和替代性。交叉性使得弱相互作用得到加强和补充，以顺利达到该功能发挥和系统运动的有效进行，同时，又使强相互作用的种对间在竞争机制的驱动下获得选择、在选择的过程中各物种又逐渐地达到各自的最佳生态位，进而促进了群落内各物种间的协调共

存和群落整体的稳定发展。替代性表征群落在遭受外界压力情况下如果其中的一个或几个种群发生衰败时，可以由其它重叠较大即生态特征相近的物种来基本顶替其群落学功能，通过这一基本顶替，其一，使群落特征不会发生重大改变；其二，使一度衰败的物种在改变不大的群落环境里又再度逐渐地恢复起来。这样，便保证了群落的连续性与稳定性。

4.4　群落中反映生态位特征的生态向量（Ecological Vector）

生态位特征既反映物种在群落（或生态系统）中的空间分布状况，也必然反映物种在群落（或生态系统）中的功能地位，特别要强调其在各个主要的生物生态学过程中的作用和意义，同时，还应该有时间向量标定（张光明等，1997）。

在森林植物群落中，各树种的频度和密度反映群落水平分布和配置特点，平均树高、冠幅大小反映群落垂直空间配置状况，重要值、胸面积和、生物量反映树种的综合地位。

构成生态位维度的各种因子统称为生态向量（Ecological Vector）。描述生态位特征的生态向量既包括各测树因子等空间向量，同时也包括光照、CO^2 吸收速率、蒸腾作用速率、植物体与土壤间无机元素和有机养料的交换速率、光合效益、对各类化学物质的利用率和耐受性（Mercot 等，1994）、种子萌发温度范围（Thompson 等，1999）、植物形解剖特征（Van Valen，1965）、寿命长短和生活阶段特征，以及与群落内主要栖息动物的关系、与人的关系等。

进一步的生态位测定，将是在更多的生态向量上更细地测定各物种的特征指标，把各物种同各生态向量之间的契合度、亲近度更加清楚地量化描述，最后采用主成分分析法求出各物种的生态位宽度和重叠值（李德志等，1995）。以后还可能把某一物种的生态位宽度或重叠分解成多个分项指标，形成系统化描述体系，用一套数据来对某一物种的生态位特征进行描述和阐释。在基因水平上研究物种生态位的工作早有所涉及（Emlen，1975；Garbutt，1983），也是今后生态位理论研究的一个方向。

5　结论

5.1　哀牢山木果石栎群落是以木果石栎（*Lithocarpus xylocarpus*）、腾冲栲（*Castanopsis wattii*）、滇木荷（*Schima noronhae*）和景东石栎（*Lithocarpus chintungensis*）为优势种的共优群落，它们的生态位宽度值分别为 0.8732、0.7856、0.6742 和 0.5798。由几个生态位宽度都较大的种类组成共优群落是植物群落稳定性的重要特征之一。

5.2　哀牢山木果石栎群落中木果石栎和腾冲栲、滇木荷和舟柄茶的生物生态学特性相当接近，种对间的生态位重叠值居于群落内所有种对之第一、第二位，其它种对生态位重叠大小顺序也表明，群落中生态位重叠较大的是那些生物生态学特性更加接近的物种。

5.3　比较研究显示，基于 Shannon – Wiener 指数、直接采用重要值为指标计测哀牢山木果石栎群落优势种生态位宽度和以胸高断面积和为指标、应用王刚公式（王刚等，1984）计测生态位重叠是适合的。

5.4　以生态位宽度和重叠值为基础将哀牢山木果石栎群落 8 优势树种进行极点排序的结果在很好地表示各树种生态位关系的同时已非常清楚地把景东石栎与其它树种发生了较大的生态位分离的事实反映出来了，因此可以说，运用极点排序法反映物种生态位关系的方法不但是可行的，而且也往往可能获得理想的效果。

5.5　在哀牢山木果石栎群落中，滇木荷无论从其自身特性来看，抑或由其与其它树种联系之密切程度观，都表现出了极为重要的生态学地位和作用。所以，在今后对木果石栎群落进行研究和命名时，当给滇木荷以足够应有的地位。

致谢　野外作业在中国科学院哀牢山森林生态系统定位研究站李寿昌先生和杨国平先生支持下完成。

〔参考文献〕

马友鑫，张克映，张一平，1992．哀牢山北段光资源特征初步分析〔J〕．山地研究，**10**（3）：161～166

云南植被编写组，1987．云南植被〔M〕．北京：科学出版社，90～96，275～352

中国科学院昆明分院生态研究室，1983．哀牢山北段徐家坝地区森林生态系概述．云南哀牢山森林生态系统研究〔M〕，昆明：云南科技出版社，1～8

王刚，赵松岭，张鹏云等，1984．关于生态位定义的探讨及生态位重叠计测公式改进的研究〔J〕．生态学报，**4**（2）：119～126

王刚，1984．植物群落中生态位重叠的计测〔J〕．植物生态学与地植物学丛刊，**8**（4）：329～334

王宝荣，1983．哀牢山徐家坝地区常绿阔叶林动态分析．见：中国科学院昆明分院生态研究室，云南哀牢山森林生态系统研究〔M〕，昆明：云南科技出版社，151～182

孙儒泳等译（R．M．May 主编），1980．理论生态学〔M〕．北京：科学出版社，26～70，116～143

邓纯章，薛敬意，赵恒康等，1983．哀牢山北段西坡的土壤垂直分布，见：中国科学院昆明分院生态研究室〔M〕，云南哀牢山森林生态系统研究，昆明：云南科技出版社，50～62

邓纯章，侯建平，李寿昌等，1993．哀牢山北段主要森林类型凋落物的研究〔J〕．植物生态学与地植物学学报，**17**（4）：364～370

丛沛桐，颜廷芬，周福军等，1999．东北羊草群落种群生态位重叠关系研究〔J〕．植物研究，**19**（2）：213～219

甘建民，薛敬意，赵恒康，1995．云南哀牢山大气降雨过程中养分输入及输出变化的初步研究〔J〕．自然资源学报，**10**（1）：43～50

刘文耀，谢寿昌，谢克金，1995a．哀牢山湿性常绿阔叶林凋落物和粗死木质物的初步研究〔J〕．植物学报，**37**（10）：807～814

刘文耀，谢寿昌，谢克金，1995b．哀牢山北部木果石栎林的元素积累及循环〔J〕．云南植物研究，**17**（2）：175～181

刘玉洪，1993a．哀牢山北段山地的地温气候资源分析〔J〕．自然资源学报，**8**（2）：158～165

刘玉洪，1993b．哀牢山常绿阔叶林地的气候特征研究〔J〕．林业科学，**29**（6）：547～552

刘玉洪，1992．哀牢山山地土壤温度的垂直分布特征〔J〕．气象，**18**（12）：23～26

刘玉洪，1991．云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林土壤温度的分布特征〔J〕．林业科学，**27**（6）：639～643

余世孝，1985．鼎湖山厚壳桂群落优势种生态位宽度与重叠之研究．见：中国科学院华南植物研究所，热带亚热带森林生态系统研究（第 3 集）〔M〕，北京：科学出版社，32～41

余世孝，L．澳罗西，1994．物种多维生态位宽度测度〔J〕．生态学报，**14**（1）：32～39

李睿，1992．缙云山森林群落乔木优势种群的生态位关系分析．见：钟章成主编，常绿阔叶林生态系统研究〔M〕，重庆：西南师范大学出版社，333～353

李德志，秦艾丽，臧润国，1995．东北东部山区天然次生林群落中优势树木种群生态位的测度与分析〔J〕．中华林学季刊，**28**（2）：3～12

邱学忠，谢寿昌，荆桂芬，1984．云南哀牢山徐家坝地区木果石栎林生物量的初步研究〔J〕．云南植物研究，**6**（1）：85～92

吴邦兴，范家瑞，1990．哀牢山徐家坝中山湿性常绿阔叶林区系结构〔J〕．林业科学，**26**（5）：396～401

张世聪，徐跃，1990．哀牢山木果石栎林凋落物矿质元素含量的研究〔J〕．西南林学院学报，**10**（2）：161～168

张世聪，徐跃，1987．哀牢山土壤有机质的分布及其腐殖酸性质的研究〔J〕．西南林学院学报，**6**（1）：1～8

张克映，张一平，刘玉洪，1994. 哀牢山降水垂直分布特征〔J〕. 地理科学，**14**（2）：144～151

张克映，刘玉洪，马友鑫，1995. 哀牢山逆温特征〔J〕. 山地研究，**13**（2）：91～97

张光明，谢寿昌，1997. 生态位概念演变与展望〔J〕. 生态学杂志，**16**（6）：46～51

林鹏，1986. 植物群落学〔M〕. 上海：上海科学技术出版社

金振洲，1983. 论哀牢山徐家坝地区常绿阔叶林的特征和性质. 见：中国科学院昆明分院生态研究室，云南哀牢山森林生态系统研究〔M〕. 昆明：云南科技出版社，204～214

赵学农，1991. 哀牢山木果石栎林种群调节与竞争的初步研究〔J〕. 植物生态学与地植物学学报，**15**（2）：183～190

钱洪强，1983. 哀牢山徐家坝地区常绿阔叶林结构分析. 见：中国科学院昆明分院生态研究室，云南哀牢山森林生态系统研究〔M〕，昆明：云南科技出版社，118～150

徐跃，1988. 哀牢山北部木果石栎林的氮素贮量及其分布〔J〕. 生态学杂志，**7**（1）：24～27

徐跃，1992. 哀牢山山地黄棕壤腐植质的研究〔J〕. 山地研究，**10**（1）：33～38

游承侠，1983. 哀牢山徐家坝地区的植被分类. 见：中国科学院昆明分院生态研究室，云南哀牢山森林生态系统研究〔M〕. 昆明：云南科技出版社，74～117

谢寿昌，邱学忠，荆桂芬，1983. 木果石栎林主要组成树种生长规律的初步研究. 见：中国科学院昆明分院生态研究室，云南哀牢山森林生态系统研究〔M〕. 昆明：云南科技出版社，183～201

谢寿昌，刘文耀，李寿昌等，1996. 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林生物量的初步研究〔J〕. 植物生态学报，**20**（2）：167～176

谢寿昌，盛才余，李寿昌，1997. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林主要树种的物候研究〔J〕. 生态学报，**17**（1）：56～61

彭少麟，王伯荪，1990. 鼎湖山森林群落优势种群生态位重叠研究. 见：中国科学院华南植物研究所，热带亚热带森林生态系统研究（第6集）〔M〕，北京：科学出版社，19～27

Abrams P，1980. Some comments on measuring niche overlap〔J〕. *Ecology*，**61**（1）：44～49

Colwell R K，Futuyma D J，1971. On the measurement of niche breadth and overlap〔J〕. *Ecology*，**52**（4）：567～576

Emlen J M，1975. Niche and genes：some further thoughts〔J〕. *Am Nat*，**109**：472～476

Feinsiger P，Spears E E ，1981. A simple measure of niche breadth〔J〕. *Ecology*，**62**（1）：27～32

Garbutt K，Zangerl A R，1983. Application of genotype－environment interaction analysis to niche quantification〔J〕. *Ecology*，**64**（5）：1292～1296

Horn H S，1966. measurement of“overlap”in comparative ecological studies〔J〕. *Am Nat*，**100**：419～423

Hurlbert S H，1978. The measurement of niche overlap and some relatives〔J〕. *Ecology*，**59**（1）：67～77

Lawlor L R，1980. Overlap，similarity，and competition coefficients〔J〕. *Ecology*，**61**（2）：245～251

Levins R，1968. Evolution in Chenging Environments：Some Theoretical Exporations. Prinsceton：Princeton University press

MacArthur R H，1972. Geographical Ecology〔M〕. New York：Harp and Row

Mercot H，Defaye D，Capy P，*et al*，1994. Alcohol rolerance，and activity，and ecological niche of *Drosophila* species. *Evolution*，**48**（3）：746～757

Morista M.，1959. Measuring interspecific association and similarity between communities. *Memoirs of the Faculty of Science of Kyushu University*，*Series E*. *Biology*，**3**：65～80

Petraitis P S，1979. Likelihood measures of niche breadth and overlap〔J〕. *Ecology*，**60**（4）：703～710

Petraitis P S，1981. Algebraic and graphical relationships among niche breadth measures〔J〕. *Ecology*，**62**（3）：545～548

Pianka E R，1973. The structure of lizard community〔M〕. *A Rev Ecol Syst*，**4**：53～74

Pielou E C，1972. Niche width and niche overlap：a method for measuring them〔J〕. *Ecology*，**53**（4）：687～692

Ricklefs R E，Lau M ，1980. Bias and dispersion of overlap indices：Results of some Monts Carlo simulations〔J〕. *Ecology*，（5）：1019～1024

Schoener T W，1968. The Anolis lizards of Bimini：resource partitioning in a compex fauna〔J〕. *Ecology*，**49**：704～726

Schoener T W，1974. Some methods for calculating competition coefficients from resource－utilization spectra〔J〕. *Am Nat*，**108**：332

Thompson K，Gaston K J，*et al*，1999. Range size，dispersal and niche breadth in the herbaceous flora of central England〔J〕. *J Ecology*，**87**：150～155

Thorman S，1982．Niche dynamics and resource partitioning in a fish guild inhabiting a shallow estury on the Swedish West Coast〔J〕．*Oikos*，**39**：32～39

Van Valen L，1965．Morphological variation and width of eclogical niche〔J〕．*Am Nat*，**99**：377～390